DOI:10.11931/guihaia.gxzw202402005

喀斯特高原峡谷石漠化植被恢复对土壤微生物群落结构和有机碳的影响

李继琼[1]，雷艳婷[1]，江星玉[1]，李瑞[1]，蓝家程[1,2*]

（1. 贵州师范大学 地理与环境科学学院，贵阳 550025）； 2. 贵州师范大学喀斯特研究院/国家喀斯特石漠化防治工程技术研究中心，贵阳 550025）

摘要：为探究喀斯特高原峡谷石漠化植被恢复对土壤微生物群落结构、土壤有机碳组分变化的影响以及有机碳与微生物的关系，该文以贵州喀斯特高原峡谷耕地（对照）和典型植被恢复（花椒林地和天然次生林）的土壤（0~20 cm）为研究对象，测定土壤有机碳及组分含量、微生物群落组成和多样性，研究了植被恢复后土壤有机碳及组分含量和微生物多样性及群落组成的变化特征，并分析有机碳组分与微生物类群的关系。结果表明：（1）植被恢复显著增加了土壤有机碳及组分含量，且 0~10 cm 土层相对 10~20 cm 土层增加更显著（P<0.05）。（2）植被恢复明显改变了土壤微生物β多样性和物种相对丰度，但α多样性并未发生显著变化。（3）所有样品中土壤的主要优势细菌门为未分类细菌门(unclassified.knorank.dBacteria)、放线菌门(Actinobacteriota)、变形菌门(Proteobacteria)和酸杆菌门(Acidobacteriota)，主要优势真菌为子囊菌门(Ascomycota)、未分类真菌门(unclasified.kFungi)、担子菌门(Basidiomycota)和被孢菌门(Mortiereomycota)。（4）与土壤有机碳及组分密切相关细菌主要为放线菌门中的 *Asanoa*、*norank_f_67-14*、*Solirubrobacter*、*norank_f_Ilumatobacteraceae*、*Streptomyces* 以及子囊菌门中的 *unclassified_p_Ascomycota*、*Setophaeosphaeria*、*unclassified_o_Helotiales*、*unclassified_o_Pleosporales*、*Cladosporium*、*Setophoma*、*unclassified_o_Sordariales*、*Metarhizium*、*Codinaea*、*Exophiala*。该研究表明喀斯特石漠化治理植被恢复可以促进土壤有机碳的积累,改变微生物群落,其中放线菌门和子囊菌门是影响有机碳及组分的变化关键物种。

关键词：喀斯特土壤，喀斯特石漠化，植被恢复，土壤有机碳，土壤微生物

Effects of rocky desertification vegetation restoration on soil microbial community structure and organic carbon in karst plateau canyons

LI Jiqiong[1], LEI Yanting[1], JIANG Xingyu[1], LI Rui[1], LAN Jiacheng[1,2*]

（1. *School of Geography and Environmental Sciences, Guizhou Normal University*, Guiyang 550001, China; 2. *Karst Research Institute of Guizhou Normal University/National Karst Rocky Desertification Prevention and Control Engineering Technology Research Center*, Guiyang 550001, China)

基金项目：国家自然科学基金(No. 42177446；41601584)；贵州师范大学 2022 年大学生创新创业训练项目(s202210663026)；贵州师范大学地理与环境科学学院‘黄大年地理实验班’(2023004)；贵州省科学技术基金(黔科合[2017]1417)；贵州师范大学(黔师新苗[2022]28)。

第一作者:李继琼（2001—）,本科生，研究方向为石漠化与土壤质量研究，（E-mail）3278007763@qq.com。

通信作者：蓝家程，博士，教授，研究方向为石漠化地区土壤生态恢复、土壤固碳及岩溶碳汇，（E-mail）lanjc2016@163.com。

Abstract: This study aims to explore the effects of vegetation restoration on the structure of soil microbial communities, the variation in soil organic carbon components, and the interaction between microbes and organic carbon in karst plateau canyons. Soils were collected from 0 to 20 cm depth in cropland (control) and under typical vegetation restoration (*Zanthoxylum bungeanum* and natural secondary forests) in the Guizhou karst plateau canyons. The contents of soil organic carbon and its components and the composition and diversity of microbial communities were determined. Changes in soil organic carbon and its components, microbial diversity, and community composition after vegetation restoration were investigated. The relationships between soil organic carbon components and microbial taxa were analyzed. Results showed that (1) Vegetation restoration significantly increased the content of soil organic carbon and its components, particularly in the 0 - 10 cm soil layer compared with the 10 - 20 cm layer (P<0.05). (2) Vegetation restoration significantly altered the β-diversity and relative abundance of soil microbial species, although no significant change was observed in α-diversity. (3) The dominant bacterial phyla in all samples were unclassified.knorank.dBacteria, Actinobacteriota, Proteobacteria*, and* Acidobacteriota, and the main fungal phyla were Ascomycota, unclassified.kFungi, Basidiomycota*, and* Mortierellomycota.(4) Bacteria closely related to soil organic carbon and its components mainly included *Asanoa, norank_f_67-14*, *Solirubrobacter*, *norank_f_Ilumatobacteraceae*, and *Streptomyces* from Actinobacteriota and *unclassified_p_Ascomycota*, *Setophaeosphaeria*, *unclassified_o_Helotiales*, *unclassified_o_Pleosporales*, *Cladosporium*, *Setophoma*, *unclassified_o_Sordariales*, *Metarhizium*, *Codinaea*, and *Exophiala* from Ascomycota. The results showed that vegetation restoration in karst rocky desertification control could promote the accumulation of soil organic carbon and change the microbial community, among which Actinobacteriota and Ascomycota were the key speciesaffecting the change of organic carbon and its components.

Key words: karst soil, karst rocky desertification, vegetation restoration, soil organic carbon, soil microorganism

土壤有机碳库是地球表层系统中最具有活性的生态碳库之一，对维持陆地生态系统的碳平衡具有重要作用(李龙等,2014;刘林馨等,2018)。土壤有机碳(soil organic carbon, SOC)根据其稳定程度可以分为活性有机碳和惰性有机碳(Patton et al.,1987)。活性有机碳对土壤环境变化的响应极为敏感，易氧化分解(向慧敏等,2015)。大量研究探讨了植被恢复对 SOC 及组分变化的影响(李正才，2006;白义鑫等，2020;罗娜娜等， 2023;张穗粒等，2023)。然而，植被恢复对 SOC 及组分的影响方向和幅度存在不一致，具有相当大的不确定性。植被恢复显著减少(Rong et al., 2020)、增加(Deng et al., 2016)或没有改变(Chen et al., 2017)SOC 含量。这可能与植被恢复后的各种生物和微生物因素，如土壤深度、植被类型(Xiao et al., 2021)、SOC 组分的变化(Schwendenmann et al., 2006)及其与酶活性(罗娜娜等，2023)微生物的相互关系。土壤微生物对 SOC 的动态有重要影响(李研妮，2023；薛志婧等，2023)。因此，微生物群落组成和丰度因植被恢复而发生的变化可能会对土壤碳组分有重要影响，反之，土壤碳组分也会影响土壤微生物群落结构，迫切需要清楚地了解植被恢复后土壤微生物群落与 SOC 及组分的关系。

微生物的个体活性将直接影响土壤碳的周转，因此，微生物群落结构是生态系统健康和可持续性的重要指标(Lewis et al.,2010)，植被恢复会影响土壤微生物群落的变化，改善土壤生态系统的能量循环现状，进而影响土壤生态系统的稳定性(Xu et al., 2014; Qiu et al., 2020)。土地利用变化引起微生物和 SOC 的变化，然而不同土地利用下土壤微生物是否影响 SOC 及组分的动态仍存在不确定性。植被恢复增加土壤碳的输入，土壤碳的大量增加可以促进土壤微生物生长或改变微生物多样性，从而增加 SOC 储存。相反，大量植物残体碳的输入可能会降低土壤微生物对碳的利用效率或分解土壤有机质的效率，最终导致土壤碳储量的减少(潘思炼，2020；李研妮，2023；薛志婧等，2023)。然而，植被恢复后土壤微生物群落与土壤碳组分之间的相互作用仍知之甚少(Zhao et al., 2018)。究竟哪类特征指示微生物类群与 SOC 及组分密切相关尚未清楚，尤其在脆弱的喀斯特生态系统鲜见报道。

中国西南地区裸露型喀斯特分布面积 51.36 万 km^2(袁道先，2008)，由于脆弱的地质背景加上不合理的土地利用等人为活动，土壤侵蚀和土地退化严重，导致石漠化问题非常突出(Jiang et al., 2014)。直到 1999 年以后退耕还林和石漠化治理工程的实施，水土流失得到有效控制，石漠化发展趋势得到有效遏制(蒋忠诚等,2016)。植被恢复对喀斯特地区土壤有机碳有积极的影响，被认为是提高脆弱生态系统碳固存的主要措施(Hu & Lan, 2014;Hu et al., 2018;)。因此，通过植被恢复固存土壤碳被认为是减少大气二氧化碳的一项主要战略，对调节气候变化发挥重要作用(Deng et al., 2014)。已有研究表明喀斯特地区植被恢复能够促进 SOC 的储存和积累(刘淑娟等, 2016; Yang et al., 2016; Hu et al., 2018; Lan et al., 2020; 龙启霞等，2022;罗娜娜等，2023)，改变土壤微生物群落结构(Xue et al., 2017; Zhao et al., 2019; Li et al., 2021)。然而，这些研究并未阐明植被恢复后土壤微生物群落与 SOC 及组分的相互关系。因此，本研究以贵州喀斯特高原峡谷花江石漠化综合治理示范区为研究区，以耕地土壤为对照，选取两种主要植被恢复模式(人工花椒林和天然次生林）的表层(0~20 cm)土壤为研究对象，通过测定 SOC 及组分[易氧化有机碳(easily organic carbon，EOC)、颗粒态有机碳(particulate organic carbon，POC)、矿物结合态有机碳(mineral associated organic carbon，MOC)]含量，采用高通量测序技术分析土壤微生物群落组成和多样性，拟探讨以下问题：（1）植被恢复是否会改变土壤微生物群落结构；（2）土壤有机碳及组分如何响应植被恢复，这些变化是否与微生物群落相关联，与哪些类群微生物有关。本研究结果为喀斯特石漠化地区退化植被和土壤的生态恢复提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于贵州黔西南自治州贞丰县与安顺市关岭县交界处的北盘江峡谷花江段，总面积 51.6 km^2，其中岩溶面积占 88.1%。研究区为典型喀斯特高原峡谷地貌，海拔 450~1 450 m，基岩裸露，植被覆盖率较低，为中—强度石漠化地区。研究区气候属干燥、炎热的干热河谷气候，年均温 18.4 ℃，年平均降水量 1 100 mm。土壤以石灰土为主，土层浅薄且分布不连续，土壤的保水性、耐旱性差，水土流失严重，石漠化强度发育，生态环境十分脆弱。

自1999年国家启动了退耕还林计划项目(Grain for Green Project)后，大量坡耕地退耕为人工林、次生林和草地。本研究选取耕地土壤为对照，以自然恢复的次生林、人工恢复花椒林的土壤为研究对象(图1)。天然次生林和人工花椒林种植年龄约为15~20 a。天然次生林群落结构有乔木、灌木和草本植物，主要植被为香椿(*Toona sinensis*)、栾树(*Koelreuteria paniculata*)、毛桐(*Mallotus barbatus*)、荚蒾(*Viburnum dilatatum*)、粗糠柴(*Mallotus philippensis*)等。花椒林被认为是该区石漠化治理或生态恢复过程中优先考虑的经济型植被(白义鑫等,2020)。花椒林的管理较为粗放，通过每年定期进行适当的修剪管理保证花椒能够有效的采光和通风，并使用较多的除草剂、复合肥和农药。耕地主要种植玉米，采用传统耕作方式进行粗放管理，每年定期除草、施肥(化肥、复合肥和农家肥)、翻土等管理。

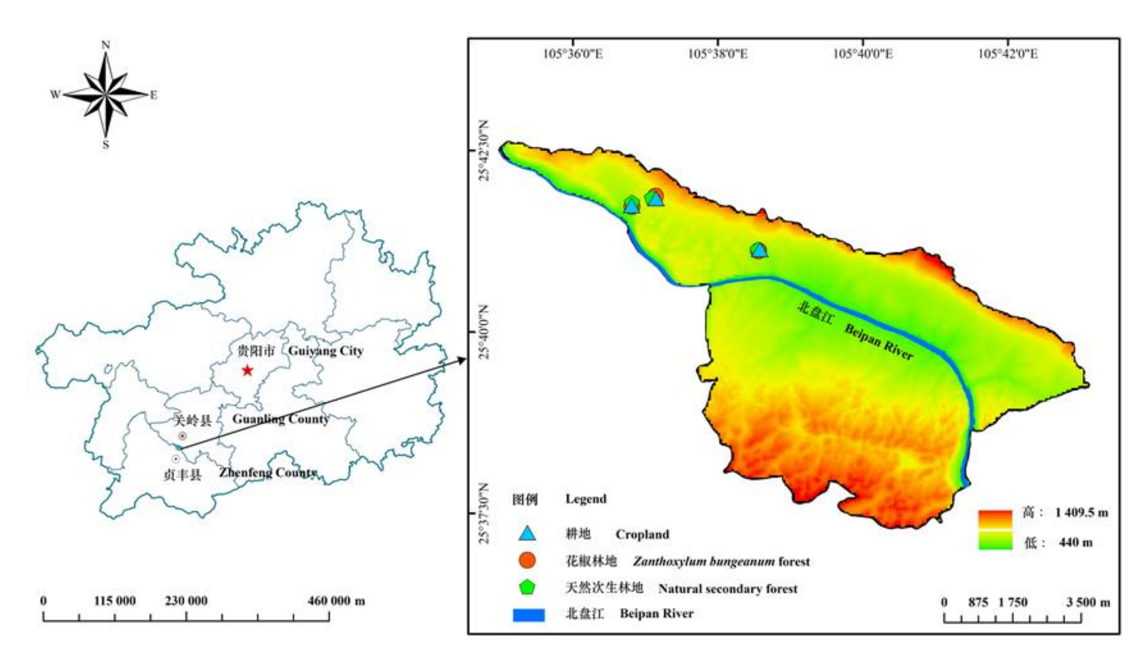


图 1 贵州喀斯特高原峡谷关岭——花江石漠化示范区位置

Fig.1 Location of Guanling - Huajiang rocky desertification demonstration zone in Guizhou karst plateau canyon

1.2 样地设置与土壤样品采集

2018 年 11 月，在研究区内设置 3 个采样地点，每个采样地点均包括次生林、花椒林和耕地 3 种土地利用类型。在每个采样地点中，次生林和花椒林均为相邻的坡耕地退耕，3 种土地利用的岩性、土壤类型、坡度、坡向、海拔等自然背景条件相似（表 1）。在 3 个采样地点中次生林、花椒林和耕地中分别设置 3 个样方，样方大小分别为 10 m × 10 m、5 m × 5 m 和 5 m × 5 m。在每个样方内，按照“S”型布点混合采样，分别采集为 0~10 cm 和 10~20 cm 土壤，共获得 18 个土壤样品，每个土样约 2 kg。土壤采集后装于密封塑料袋中混合均匀，带回实验室去除地表凋落物和石子并自然风干，研磨过 2 mm 筛子。备用于土壤理化性质及有机碳测定。土壤微生物样品使用经过消毒灭菌处理的铲子和手套采集，分别采集为 0~10 cm 和 10~20 cm 土壤大约 25 g 样品装入灭菌离心管，使用便携式冰箱当天运回实验室，并于-80 ℃冷冻保存待用于土壤微生物分析。

表 1 植被恢复样地基本信息

Table 1 Basic information of the vegetation restoration plot

采样地点 Sampling sites	样地类型 Land use types	经度 Longitude	纬度 Latitude	土壤类型 Soil types	坡度 Slope（°）	坡向 Aspect	海拔 Altitude (m)
1	耕地 Cropland	105 °36 '36 " E	25 °42 '00 " N	石灰土 Limestone soil	24.8 921	西 West	758
	花椒林 *Zanthoxylum bungeanum* forest	105 °36 '36 " E	25 °42 '00 " N	石灰土 Limestone soil	28.1 015	西南 Southwest	754
	次生林 Natural secondary forest	105 °36 '36 " E	25 °42 '00 " N	石灰土 Limestone soil	25.3 238	西北 Northwest	738

2	耕地 Cropland	105 °37 '12 " E	25 °42 '00 " N	石灰土 Limestone soil	17.6 311	西南 Southwest	842
	花椒林 *Zanthoxylum bungeanum* forest	105 °37 '12 " E	25 °42 '00 " N	石灰土 Limestone soil	16.1 846	西南 Southwest	846
	次生林 Natural secondary forest	105 °37 '12 " E	25 °42 '00 " N	石灰土 Limestone soil	14.5 675	西南 Southwest	820
3	耕地 Cropland	105 °38 '24 " E	25 °41 '24 " N	石灰土 Limestone soil	15.9 807	南 South	735
	花椒林 *Zanthoxylum bungeanum* forest	105 °38 '24 " E	25 °41 '24 " N	石灰土 Limestone soil	11.7 086	东南 Southeast	731
	次生林 Natural secondary forest	105 °38 '24 " E	25 °41 '24 " N	石灰土 Limestone soil	11.329	南 South	739

1.3 实验分析方法

1.3.1 土壤有机碳及组分变化

土壤样品研磨过 0.25 mm 筛后用稀 HCl(4 $mol\cdot L^{-1}$）去除无机碳，使用元素分析仪-稳定同位素质谱仪 (Vario ISOPOTE Cube-Isoprime，Elementar 公司，德国）行测定 SOC 含量。参照 Cambardella 和 Elliott(1992)的方法测定 POC 和 MOC 含量，具体操作如下：称取过 2 mm 的风干土样共 20 g，放入 250 mL 三角瓶中，加入六偏磷酸钠(5 $g\cdot L^{-1}$)共 60 mL，手摇 10~15 min 后放入往复式振荡器(18 ℃，90 $rpm\cdot min^{-1}$)上振荡 18 h，将分散液过 53 um 筛后用去离子水洗至筛下水澄清，筛上部分为颗粒有机质，分离后于铝盒中于 80 ℃烘干 24 h 并进行称量并计算其占全土的百分比，随后研磨过 0.149 mm 筛，取适当重量样品测定其有机碳含量，乘以其所占全土的百分比得出 POC 含量。筛下部分(<53 μm) 为矿物结合态有机质，其 MOC 含量为 SOC 含量与 POC 含量之差。

土壤 EOC 含量采用 333 m $mol\cdot L^{-1}$ $KMnO_4$氧化比色法（Cambardella & Elliott, 1992）：称取过 0.25 mm 筛的风干土样放入 50 mL 离心管中，加入 25 mL 333 $mmol\cdot L^{-1}$ $KMnO_4$溶液后于振荡机上振荡 1 h，同时进行空白试验，3 次重复。振荡后样品离心 5 min（4 000 $r\cdot min^{-1}$），取上层清液用去离子水按 1:250 稀释。用分光光度计在 565 nm 波长处进行比色，根据消耗的 $KMnO_4$量和不含土壤的空白组进行比较，计算土壤 EOC 的含量。

1.3.2 土壤微生物（细菌和真菌）群落分析

微生物 DNA 提取与测定：根据 FastDNA® Spin Kit (MP Biomedicals，United States) DNA 抽提试剂盒进行微生物群落总 DNA 抽提，利用 1%的琼脂糖凝胶电泳检测 DNA 质量(电压 5 V·cm-1，时间为 20 min)，DNA 浓度和纯度使用紫外分光光度计 NanoDrop2000 (Thermo Fisher Scientific, US)进行测定。

Illumina Miseq 测序：选用前引物 338F(5'-ACTCCTACGGGAGGCAGCAG-3')和后引物 806R(5'-GGACTACHVGGGTWTCTAAT-3')对土壤细菌 16S rRNA 基因 V3-V4 区进行扩增，选用前引物 ITSIF(CTTGGTCATTTAGAGGAAGTAA)和后引物 ITS2R(GCTGCGTTCTTCATCGATGC)对土壤真菌 ITS1-ITS2 区进行 PCR 扩增。将同一样本的 PCR 产物混合后使用 2%琼脂糖凝胶回收 PCR 产物，利用 AxyPrep DNA Gel Extraction Kit(Axygen Biosciences, Union City, CA, USA) 进行回收产物纯化，2%琼脂糖凝胶电泳检测。将 PCR 产物用 Quantus™ Fluorometer (Promega, USA)进行检测、定量。根据

每个样本的测序量要求，进行相应比例的混合。使用 NEXTFLEX Rapid DNA-Seq Kit 进行建库，利用 Illumina 公司的 MiseqPE300 平台进行测序(上海美吉生物医药科技公司)。

序列拼接及物种注释：使用 Fastp 软件对原始测序序列进行质控，使用 Flash 软件进行拼接。使用 Usearch 软件，根据 97%的相似度对序列进行 OTU 聚类，并使用 UCHIME 软件剔除嵌合体，得到 OTU 代表序列，并生成 OTU 表格。利用 RDP classifier (http://rdp.cme.msu.edu/)对每条序列进行物种分类注释，设置比对阈值为 70%与 Silva 数据库(SSU132)。

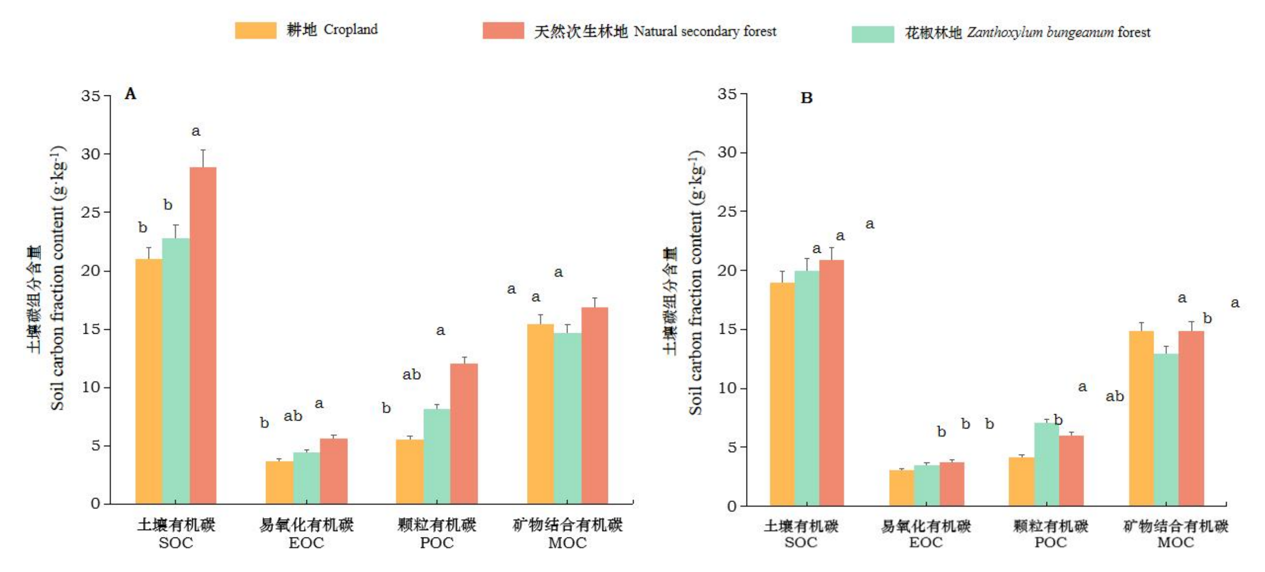
1.4 统计分析

实验数据采用 Excel 2019 和 SPSS 26.0 软件进行处理，利用 Origin 2021 绘制图形。采用单因素方差分析(one-way, ANOVA)和多重比较 LSD 法分析植被恢复对 SOC 及组分含量的影响（$P<0.05$）。微生物群落多样性(Shannon 和 Simpson)、群落丰富度(Chao1)和群落覆盖率(coverage)的α多样性指数由 Mothur (version v.1.30.2 https://mothur.org/wiki/calculators/)计算，并使用 One-way ANOVA 和 LSD 法分析不同土地利用间的差异($P<0.05$)。使用主坐标分析(Principal co-ordinate analysis,PCoA)和 ANOSIM 分析($P<0.05$)，比较不同土地利用类型之间的微生物群落相似性。Kruskal–Wallis H-test ($P<0.05$)用于检验多组样品中微生物丰度是否有显著性差异。采用斯皮尔曼(Spearman)相关分析土壤微生物群落与 SOC 及组分的关系($P<0.05$)，并使用 Heatmap 图可视化。上述 PCoA、ANOSIM、Kruskal–Wallis H-test、Spearman 相关分析和 Heatmap 均使用 R 语言(Version 3.3.1)实现。

2 结果与分析

2.1 土壤有机碳及组分含量变化

植被恢复显著影响 SOC 及其组分含量(MOC 除外) (图 2，表 1)。在两个土层中(0~10 cm，10~20 cm)SOC 及其组分含量的变化趋势基本呈现：次生林>花椒林>耕地。在 0~10 cm 土层，与耕地相比，花椒林中的 SOC、EOC、POC 含量分别提高了 8.7%、19%、47.5%，MOC 含量下降了 5.3%；次生林的 SOC、EOC、POC、MOC 含量分别提高了 38%、53%、118%、9%。在 10~20 cm 土层，花椒林、次生林的 SOC、MOC 含量较耕地没有显著增加，但 POC 含量分别提高了 69%和 45%。与次生林相比，花椒林的 POC、EOC 含量较耕地提升幅度较小。



A. 土层深度 0~10 cm；**B.** 土层深度 10~20 cm。**SOC.** 土壤有机碳；**EOC.** 土壤易氧化有机碳；**POC.** 颗粒有机碳；**MOC.** 矿物结合有机碳。不同小写字母表示显著性差异（$P<0.05$）。

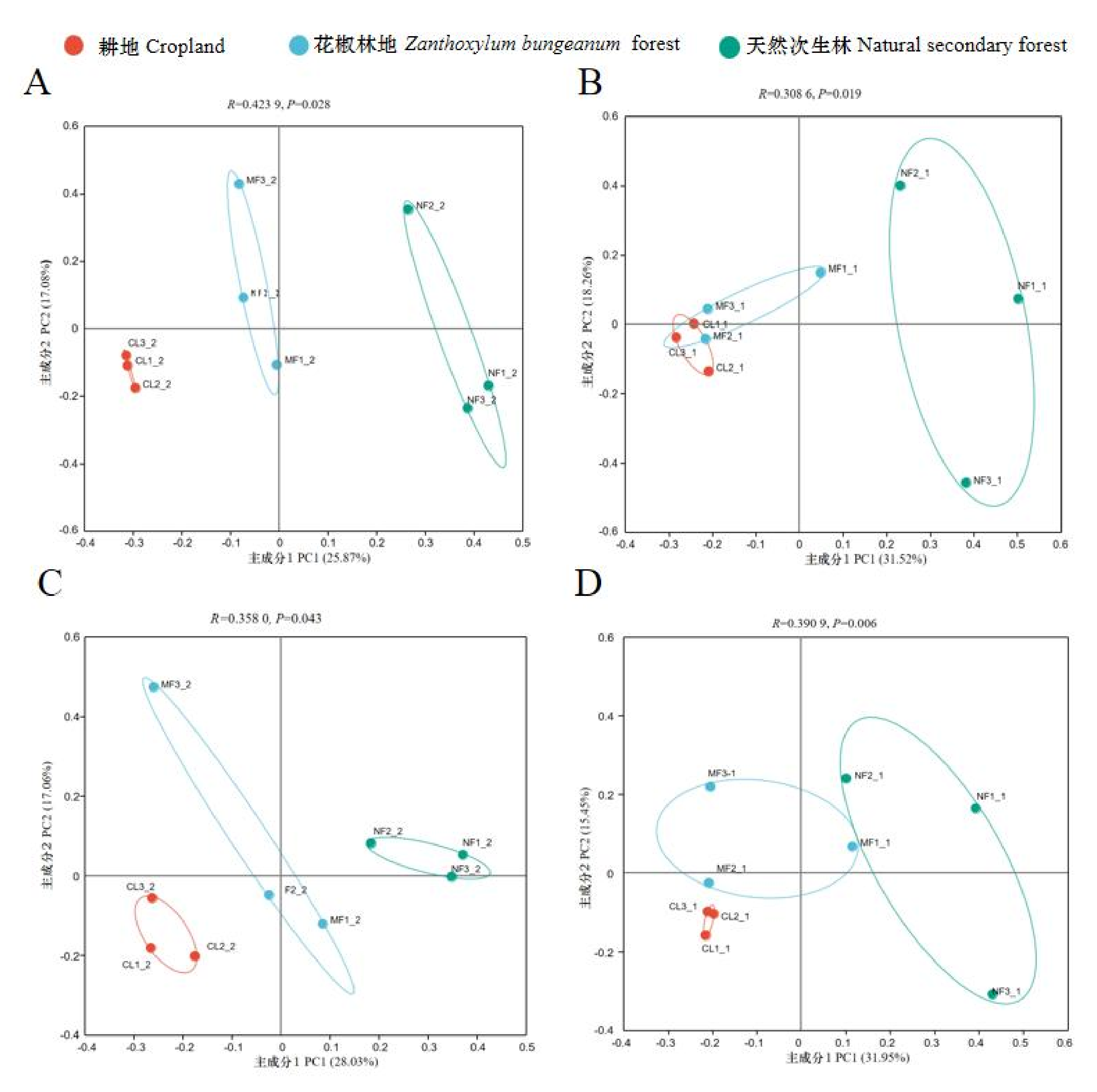
A. Soil depth of 0-10 cm; **B**. Soil depth of 10-20 cm. **SOC**. Soil organic carbon; **EOC**. Easily oxidizable; **POC**. Particulate organic carbon; **MOC**. Mineral associated organic carbon. Different lowercase letters mean significant differences vegetation types ($P<0.05$).

图 2 植被恢复对土壤有机碳组分含量的影响

Fig. 2 Effect of vegetation restoration on soil organic carbon component content

2.2 土壤微生物多样性及群落组成变化

在 OTU 分类学水平下，PcoA 分析发现耕地和花椒林在 PC1 轴上与天然次生林细菌群落有明显差异(图 3：A、C)；耕地分别与花椒林和天然次生林的真菌群落在 PC1 轴上有明显差异（图 3：B、D)。ANOSIM 组间差异表明，在 0~10 cm 土层中，细菌(*R*=0.390 9，*P*=0.006)和真菌（*R*=0.308 6，*P*=0.019）群落组成在三种土地利用间有显著差异(图 3：A、B)，在 10~20 cm 的土层中细菌(*R*=0.358 0，*P*=0.043)和真菌(*R*=0.423 9，*P*=0.028 0)群落组成在三种土地利用间也有显著差异，其中天然次生林与耕地的微生物群落差异较大。



A. 细菌(0~10 cm)；**B.** 真菌(0~10 cm)；**C.** 细菌(10~20 cm)；**D.** 真菌(10~20 cm)。**CL**. 耕地；**MF**. 花椒林地；**NF**. 天然次生林。

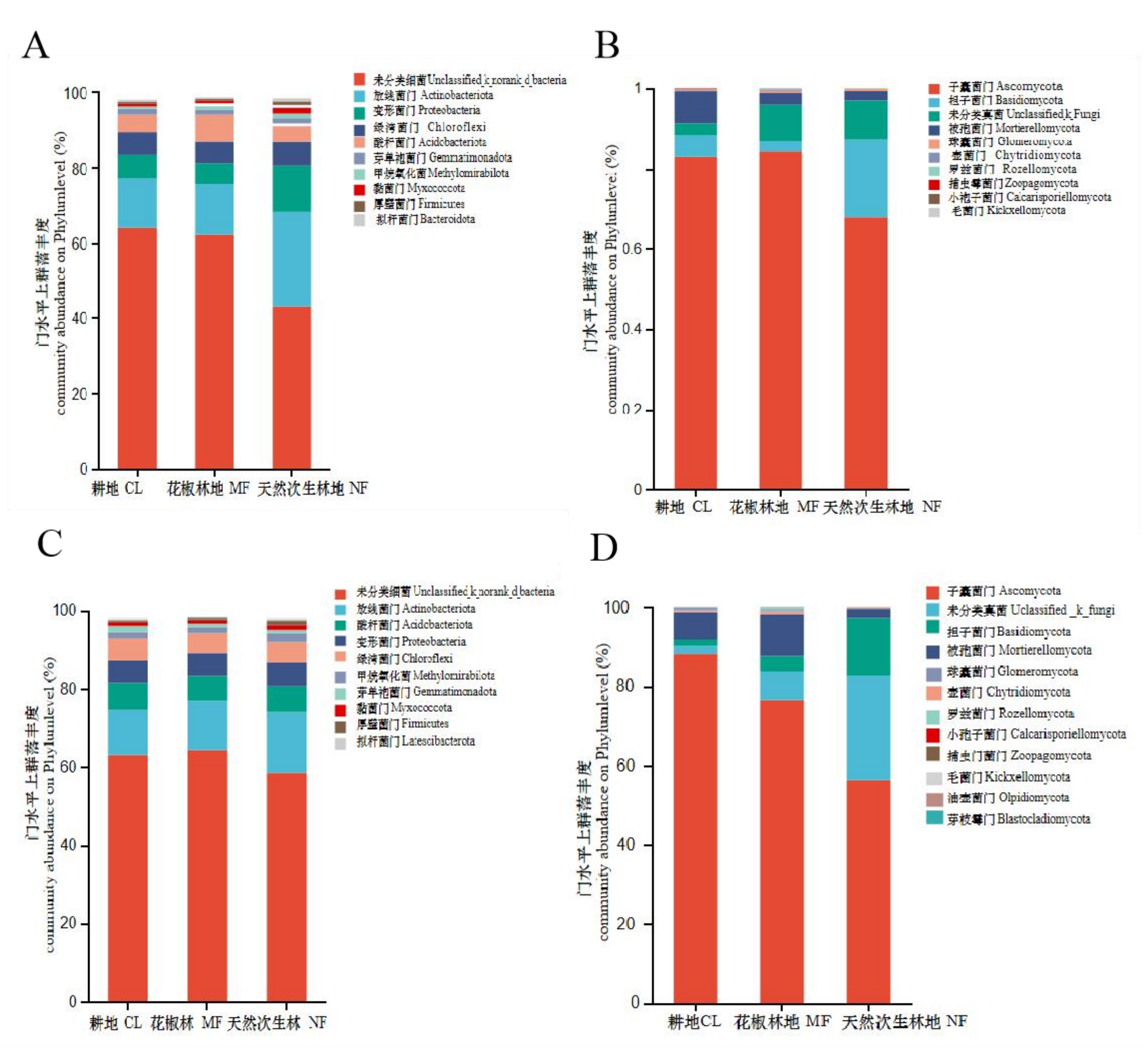
A. Bacteria (0-10 cm); **B**. Fungi (0-10 cm); **C**. Bacteria (10-20 cm); **D**. Fungi (10-20 cm). **CL**. Cropland ;**MF**. *Zanthoxylum bungeanum* forest; **NF**. Natural secondary forest.

图 3 植被恢复对土壤细菌和真菌 beta 多样性的影响

Fig.3 Effects of vegetation restoration on the beta diversities of soil bacteria and fungi

在门分类水平下，耕地、花椒林和次生林的主要优势细菌均为未分类细菌门(unclassified.knorank.dBacteria)、放线菌门(Actinobacteriota)、变形菌门(Proteobacteria)、酸杆菌门(Acidobacteriota)和绿弯菌门(Chlorofiexi)。在0~10 cm土层中(图4：A)，未分类细菌门、放线菌门、变形菌门、绿弯菌门和酸杆菌门在耕地、花椒林和次生林中的比例分别为64.40%、13.07%、6.21%、6.22%、4.50%, 62.50%、13.48%、5.70%、5.65%、7.07%和43.37%、25.32%、12.32%、6.26%、4.24%, 其中*Actinobacteriota*的变化较大。在10~20 cm土层中(图4：B)，未分类细菌门、放线菌门、酸杆菌门、变形菌门和绿弯菌门在耕地、花椒林和次生林中的比例分别为63.03%、11.48%、7.11%、5.60%、5.75%，64.36%、12.67%、6.23%、6.01%、4.88%和58.44%、15.52%、6.78%、6.00%、5.25%。

在门分类水平下, 耕地、花椒林和次生林的主要优势真菌均为子囊菌门(Ascomycota)、未分类真菌门(unclasified.kFungi)、担子菌门(Basidiomycota)和被孢菌门(Mortiereomycota)。在0~10 cm的土层中(图4：C)，子囊菌门、未分类真菌门、担子菌门和被孢菌门在耕地、花椒林和次生林中的比例分别为88.37%、1.89%、1.73%、6.89%；76.56%、7.27%、3.94%、10.49%；56.40%、26.32%，14.59%、2.20%。在10~20 cm的土层中(图4：D)，子囊菌门、未分类真菌门、担子菌门和被孢菌门在耕地、花椒林和次生林中的比例分别为82.93%、5.49%、2.82%、8.05%；84.28%、2.46%、9.27%、2.82%；67.82%、19.50%，9.77%、2.29%。总体上，耕地、花椒林和次生林主要细菌、真菌物种相似，但相对丰度差异较大。



A. 细菌(0~10 cm)；**B.** 真菌(0~10 cm)；**C.** 细菌(10~20 cm)；**D.** 真菌(10~20 cm)。**CL.** 耕地；**MF.** 花椒林地；**NF.** 天然次生林。下同。

A. Bacteria (0-10 cm); **B**. Fungi (0-10 cm); **C**. Bacteria (10-20 cm); **D**. Fungi (10-20 cm). **CL**. Cropland ; **MF**. *Zanthoxylum bungeanum* forest; **NF**. Natural secondary forest. The same below.

图 4 植被恢复后土壤细菌、真菌群落组成

Fig.4 Effects of vegetation restoration on the composition of bacterial and fungal communities

Veen 图表明三种土地利用类型之间的 OTUs 存在差异(图 5）。在 0~10cm 的土层中，三种土地利用类型的共有 1 791 个细菌 OTUs，占总 OTUs 的 28.64% (图 5：A)。耕地、花椒林和天然次生林中独有的 OTUs 数量分别为 929、1 123 和 795 个(图 5：A)，在 10~20 cm 的土层中，三种土地利用类型的共有 1 681 个细菌 OTUs，占总 OTUs 的 27.36% (图 5：B)。耕地、花椒林和天然次生林中独有的 OTUs 数量分别为 1 097、836 和 1 080 个(图 5：B)。在 0~10 cm 的土层中，三种土地利用类型共有 414 个真菌 OTUs，占总 OTUs 的 15.29%(图 5：C)。耕地、花椒林和天然次生林中独有的 OTUs 数量分别为 441、440 和 717 个(图 5：C)。在 10~20 cm 的土层中，三种土地利用类型共有 344 个真菌 OTUs，占总 OTUs 的 13.82%(图 5：D)。耕地、花椒林和天然次生林中独有的 OTUs 数量分别为 491、374 和 720 个(图 5：D)。真菌共有物种的比例明显比细菌共有物种比例低。

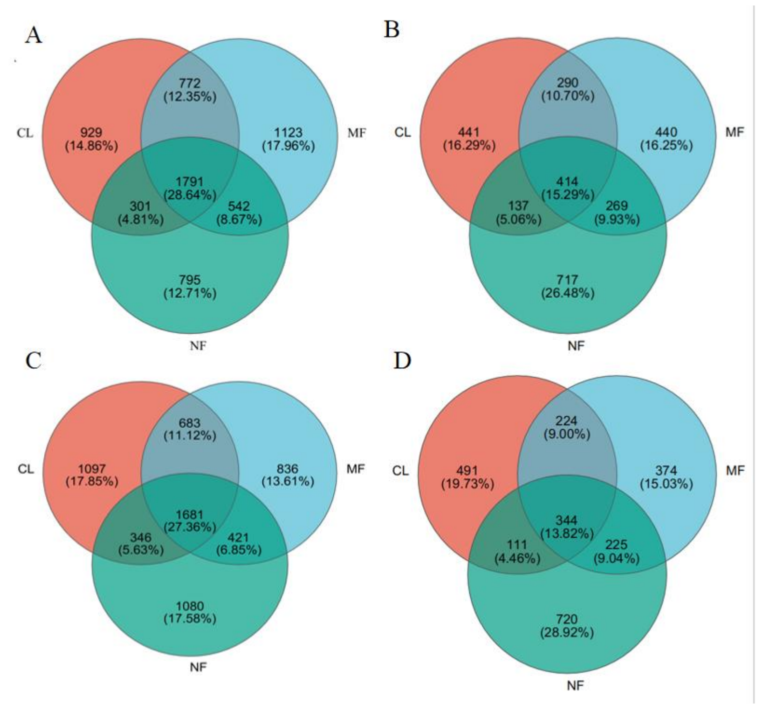


图 5 土壤细菌、真菌的物种 Venn 图

Fig. 5 Venn diagram of bacterial and fungal species in soils

在 OTU 分类学水平下的细菌、真菌群落α多样性在不同土地利用类型间均无显著差异(表 2), 说明植被恢复没有显著改变细菌、真菌群落α多样性。

表 2 植被恢复对土壤微生物α多样性的影响

Table 2 Effects of vegetation restorationon soil microbial alpha diversity

土层 Soil layer (cm)	土地利用 Land use	微生物 Microbe	Chao1 指数 Chao1	均匀度 Coverage	香农熵指数 Shannon	辛普森指数 Simpson
0~10	耕地 Cropland	细菌 Bacterium	722.31±46.1a	0.997±0.000 2a	4.10±0.24a	0.053±0.013a
		真菌 Fungus	3 081.70±111.36a	0.97±0.001 1a	6.38±0.04a	0.004 3±0.000 3a
	花椒林 *Zanthoxylum bungeanum*	细菌 Bacterium	760.52±17.51a	0.997 1±0.000 2a	4.34±0.2a	0.037±0.008a
		真菌	2 651.97±124.73a	0.98±0.001 2a	6.26±0.08a	0.004 9±0.000 4a

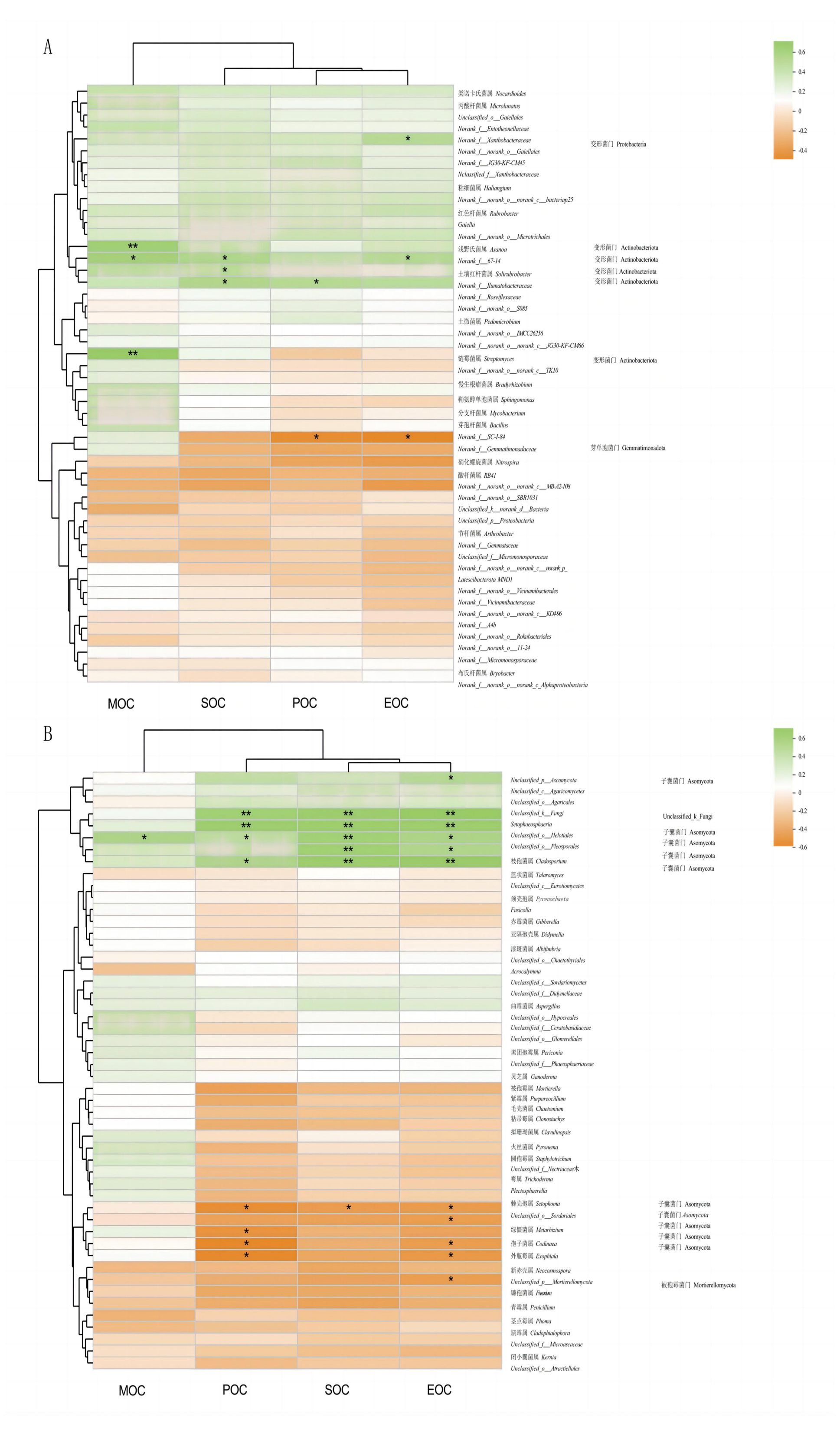
	forest	Fungus				
	次生林 Natural secondary forest	细菌 Bacterium	948.25±133.79a	0.995±0.000 02a	3.51±0.34a	0.12±0.02a
		真菌 Fungus	2 565.88±111.51a	0.98±0.001 2a	6.16±0.11	0.01±0.001a
10~20	耕地 Cropland	细菌 Bacterium	620.25±55.38a	0.997 9±0.000 3a	3.91±0.27a	0.062±0.018a
		真菌 Fungus	3 081.7±111.355 8a	0.97±0.001 1a	6.38±0.04a	0.004 3±0.000 3a
	花椒林 *Zanthoxylum bungeanum* forest	细菌 Bacterium	631.91±20.36a	0.997±0.000 008a	3.17±0.11a	0.21±0.02a
		真菌 Fungus	2 857.62±163.64a	0.98±0.001 5a	6.21±0.12a	0.01±0.001 2a
	次生林 Natural secondary forest	细菌 Bacterium	794.35±95.98a	0.996 6±0.000 3a	3.43±0.48a	0.15±0.05a
		真菌 Fungus	2 661.34±110.82a	0.98±0.001a	6.12±0.09a	0.01±0.000 9a

注：相同小写字母表示无显著差异(P>0.05)。

Note: Same lowercase letters indicate no significant difference (P>0.05).

2.3 土壤有机碳组分变化与土壤微生物类群的关系

Spearman 秩相关分析表明，SOC、POC 和 MOC 含量与细菌(图 6：A)中 *Asanoa*、*norank_f_67-14*、*Solirubrobacter*、*norank_f_Ilumatobacteraceae*、*Streptomyces* 和 *norank_f_Xanthobacteraceae* 的相对丰度显著正相关(P<0.05)，与 *norank_f_Gemmatimonadaceae* 的相对丰度显著负相关(P<0.05)；与真菌(图 6：B) 中 *unclassified_p_Ascomycota*、*Setophaeosphaeria*、*unclassified_o_Helotiales*、*unclassified_o_Pleosporales* 和 *unclasified_k_Fungi* 的相对丰度显著正相关(P<0.05)，与 *Cladosporium*、*Setophoma*、*unclassified_o_Sordariales*、*Metarhizium*、*Codinaea*、*Exophiala* 和 *unclassified_p_Mortierellomycota* 的相对丰度显著负相关(P<0.05)。总体上，大部分与有机碳组分密切相关的属均属于放线菌门(*Actinobacteriota*)和子囊菌门。



*0.01< P ≤0.05，**0.001 < P ≤0.01，***P ≤0.001。

* 0.01< P ≤ 0.05, * * 0.001< P ≤ 0.01, * * * P ≤ 0.001.

图 6 属水平下土壤细菌（A）、真菌（B）与有机碳组分的 heat map 分析

Fig. 6 Heat map analysis of soil bacteria（A）, fungi（B）, and soil organic carbon fractions at genus level

讨论

3.1 植被恢复对土壤微生物群落结构的影响

本研究中，耕地转换为次生林、花椒林后主导的土壤细菌为放线菌门、变形菌门、酸杆菌门和绿弯菌门。这与以前喀斯特地区关于植被恢复后的研究结果一致(Li et al.,2021)。与细菌的规律相似，门水平上，三种土地利用类型土壤真菌均以子囊菌门、未分类真菌、担子菌门和被孢菌门为优势真菌，其中子囊菌门和担子菌门所占比例约在 80%左右。这与其他喀斯特地区的研究结果一致。如陈惠君等(2021)发现广西环江喀斯特峰丛洼地灌木林、次生林、原生林三种森林土壤真菌由子囊菌门、担子菌门、被孢菌门和未分类真菌门组成，其中子囊菌门和担子菌门所占比例接近 80%。程跃扬等(2020)发现会仙岩溶湿地 5 种土地利用方式土壤真菌以子囊菌门为最优势菌，担子菌门为次优势菌。这表明本研究区植被恢复后不足以显著影响土壤优势微生物组成，也表明这些微生物能够很好的适应不同的土壤环境。另一方面可能与土地利用历史对土壤微生物的影响是一个长期作用的过程有关。人为干扰对土壤微生物群落的影响可能在较长时间内持续存在(张露琪等，2019）。花椒林和次生林均是由耕地转化而来，有共同的土地利用历史。然而，Qiu 等(2020)人发现云南喀斯特断陷盆地不同土地利用类型土壤以 *Verrucomicrobiota* 最丰富。这可能是因为喀斯特环境高度的空间异质性孕育着多样的土壤微生物(Jiang et al., 2014)。尽管植被恢复后土壤细菌和真菌优势菌门并未发生变化，但本研究表明其相对丰度和群落结构发生了明显变化。这说明在植被类型、土地管理和土壤环境等因素的共同作用下(Xue et al., 2017; Li et al., 2021; 陈惠君等，2021)，改变了土壤生态因子，进而导致土壤细菌和真菌的群落结构的变化。不同植被类型下，土壤细菌和真菌所处的微环境不同，产生的凋落物和根系分泌物也不同，因此他们可利用的凋落物和根系资源的复杂程度不同，导致土壤细菌和真菌群落结构存在差异。土壤细菌和真菌群落结构差异体现在主要物种相对丰度的差异。植被恢复后细菌中放线菌门和绿弯菌门的相对丰度变化最大。花椒林和次生林土壤放线菌门的相对丰度高于耕地，放线菌门的成员通常是共营养生物，能在碳氮含量较高的土壤中大量生存(Tripathl BM et al., 2016)。花椒林和次生林较高碳氮含量(Lan,2021)可能是导致放线菌门的相对丰度较耕地高的原因。绿弯菌门是一个兼性厌氧菌门，酷爱营养贫乏的土壤(Costello EK & Schmidt SK, 2006)。前期的研究发现耕地和花椒林中的土壤养分低于次生林(Lan, 2021)，因此耕地和花椒林土壤的 *Chloroflexi* 丰度高于次生林。植被恢复后土壤真菌优势菌门的相对丰度变化较大。*Proteobacteria* 属于兼性营养和好氧异养型细菌(Griffithsand Philippot, 2013)，适合在有机质含量和营养丰富的土壤中生存(Fiereret al., 2007)。一些研究也证实了耕地退耕为森林后增加了变形菌门的相对丰度。但本研究发现植被恢复后变形菌门的相对丰度变化不大，这可能是因为变形菌门的大多数成员都有广泛的栖息地，是原核生物中最大的分支之一(Gupta, 2000)。此外，耕地施用化肥和粪便提高了变形菌的丰度(Yan et al., 2020)。植被恢复降低了子囊菌门的相对丰度(62.06%~85.71%)，次生林中子囊菌门的比例最低。刘雯雯等(2019)也发现随着植被恢复子囊菌门的相对丰富度逐渐下降。子囊菌门主要为腐生菌，是土壤中动植物残体等大分子有机物的重要分解者，因此有机质含量和凋落物来源丰富的土壤，其相对丰度也较高(陈惠君等, 2021)。这与本研究的结果相反，这可能与耕地受特定的外界因素调控（如土壤的施肥和耕作）。植被恢复增加了担子菌门(3.61%~17.02%)的相对丰度。这可能与花椒林和次生林通气性良好，且土壤 pH 值较低有利于提高担子菌门的丰度(刘立玲等，2022)。担子菌门能够降解木质素等难以分解的有机物质(徐林芳等，2023)。耕地植被恢复之前的人为干扰大，不利于土壤中木质组分的累积，植被恢复后植物残体输入和木本植物多样性的增加更有利于担子菌门类真菌的生长(张露琪等，2019)。本研究中未分类细菌的比例最高，未分类真菌占有一定比例，他们变化较大，但由于无法鉴定，可能是未来喀斯特地区深入研究的关键。

植被恢复后土壤细菌和真菌群落α多样性均无显著变化，表明α多样性对土地利用的变化响应不敏感。这与 Sun 等(2020)和张露琪等(2019)的结论一致。郭城(2021)的研究发现喀斯特高原石漠化地区不同植被恢复模式土壤细菌和真菌群落多样性变化不明显，与植被状况的变化没有明显的相关性。本研

究中，由于人为干扰，耕地土壤细菌和真菌群落结构相对不稳定，为其微生物群落间的竞争提供了空间，而花椒林土壤微生物群落较少受人为干扰，次生林几乎没有人为干扰，土壤微生态系统可能相对稳定，加上相同土地利用历史的长期影响，导致了微生物群落多样性与耕地不明显。因此人为扰动对土壤微生物群落多样性的影响可能在较长时间内持续存在。也有研究表明，随着植被恢复，土壤细菌群落多样性降低(张瑞海等，2021)，土壤真菌群落多样性逐渐增加(Liu et al., 2021)。

3.2 植被恢复对土壤有机碳及组分的影响

SOC 含量主要受凋落物、根系分泌物以及生物量等的碳输入和土壤呼吸、淋失等碳输出的平衡(Ji et al.,2020)。本研究结果显示，植被恢复总体上显著提高了 SOC 及组分含量(MOC 除外)，特别是天然次生林的有机碳含量增加最为显著。这可能是因为土壤活性有机碳主要源自于植物的生物量和根系分泌物(Cambardella & Elliott, 1992)；次生林地表生物量(2278.32 g·cm^{-2})大于花椒林地表生物量(681.39 g·cm^{-2})，从而使得天然次生林有机碳含量增加最明显。然而植被恢复没有明显增加 MOC 含量，这与其他喀斯特地区研究结果一致(Xiao et al., 2021)。这可能是因为一方面：由于 MOC 是与粘粒和矿质物结合的有机碳组分，相对稳定且很难分解，对土地利用的变化不敏感(Cambardella & Elliott, 1992)；另一方面：只有经过长期的植被恢复，有机物的输入和输出才能达到相对平衡，非保护性的 POC 才会向稳定的 MOC 转化，从而使 MOC 含量增加(江淼华等, 2018)。总体而言，植被恢复增加土壤有机碳的含量并产生更多的活性有机碳组分。

3.3 植被恢复后土壤微生物类群对土壤有机碳的影响

土壤微生物是生态系统过程的主要驱动因素，介导土壤有机质分解，在陆地生态系统碳的生物地球化学动态循环中发挥着重要作用(Zhao et al.,2018;Wang et al.,2019)。微生物不但参与 SOC 转化，而且能够将 SOC 合成代谢为自身细胞组成，并以微生物残体形式在土壤中积累，成为土壤固碳的主要力量(Ma et al.,2018)。然而这种反应可能随着植物覆盖度和类型的变化而不同(Zhao et al.,2018;Yan et al.,2018)。植被恢复诱导了土壤微生物群落的变化，可能会影响 SOC 的组成和含量变化(Zhao et al.,2018)。本研究发现植被恢复后 SOC、EOC、POC 含量与属于放线菌门的属 *Asanoa*、*norank_f_67-14*、*Solirubrobacter*、*norank_f_Ilumatobacteraceae*、*Streptomyces* ，变形菌门的属 *norank_f_Xanthobacteraceae*，属于子囊菌门的属 *unclassified_p_Ascomycota*、*Setophaeosphaeria*、*unclassified_o_Helotiales*、*unclassified_o_Pleosporales* 以及 *unclasified_k_Fungi* 的相对丰度显著正相关($P<0.05$)。表明这些菌群可能会促进 SOC 及组分的增加。植被恢复后放线菌门、*unclasified_k_Fungi*、子囊菌门的相对丰度明显增加，从而增加了 SOC 及组分的含量，表明这些菌群可能会促进 SOC 组分的增加。相反，芽单胞菌未定属 *norank_f_Gemmatimonadaceae*、子囊菌门的属枝孢菌 *Cladosporium*、*Setophoma*、*unclassified_o_Sordariales*、绿僵菌属 *Metarhizium*、*Codinaea*、外瓶霉属 *Exophiala* 和被孢霉未定属 *unclassified_p_Mortierellomycota* 的相对丰度显著负相关($P<0.05$)。表明这些类群影响了 SOC 的动态平衡。植被恢复后大量的植物残留输入可能会降低土壤微生物对碳的利用效率和对土壤有机质的分解，最终导致土壤碳含量的减少(Fontaine et al., 2007)。总体上，与 SOC 及组分变化密切相关主要优势细菌和真菌为放线菌门和子囊菌门，表明这两类关键种及其之下的成员可能是影响植被恢复后 SOC 及组分累积和矿化的关键类群。总之，植被恢复极大地影响了土壤优势菌群群落和种类的丰度，这些物种的功能可以通过反馈机制来维持碳平衡。

4 结论

(1)研究区经过植被恢复治理可以显著提升SOC及组分含量，且活性有机碳组分提升更为明显，以此可以表征土壤质量是得到有效改善的。

(2)研究区植被恢复并未显著改变α多样性，但显著改变了细菌和真菌群落β多样性。植被恢复后细菌、真菌优势群落未发生显著变化，三种土地利用类型下主要的细菌群落为放线菌门、变形菌门、酸杆菌门和绿弯菌门；真菌群落为子囊菌门、未分类真菌门、担子菌门和被孢菌门。但这些优势物种的

相对丰度却发生了明显变化。

(3)与 SOC 及组分变化密切相关绝大部分主要优势细菌和真菌为放线菌门和子囊菌门，表明这两类关键种及其之下的成员可能是影响植被恢复后 SOC 及组分累积和矿化的关键类群。

参考文献：

BAI YX, SHENG MY, HU QJ, et al., 2020. Effects of land use change on soil organic carbon and its components in karst rocky desertification of southwest China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 31(5):1607-1616.[白义鑫，盛茂银，胡琪娟，等，2020. 西南喀斯特石漠化环境下土地利用变化对土壤有机碳及其组分的影响[J]. 应用生态学报, 31(5):1607-1616.]

CAMBARDELLA CA, ELIOTT ET, 1992. Particulate soil organic-matter changes across a grassland cultivation sequence[J]. Soil Science Society of America Journal, 56(3): 777- 783.

CHEN HJ, MO YF, FENG HM, et al., 2021. Soil fungal community structure and influencing factors of different forest types in karst peak-cluster depression[J]. Research of Agricultural Modernization, 42(6): 1146-1157.[陈惠君，莫雅芳，封红梅，等，2021. 喀斯特峰丛洼地不同森林类型土壤真菌群落结构及影响因素[J]. 农业现代化研究, 42(6): 1146-1157.]

CHENG YY, JIN ZJ, WANG XT, et al., 2020. Effect of land-use on soil fungal community atructure and associated functional group in huixian karst wetland[J]. Environmental Science, 41(9): 4294-4304. [程跃扬，靳振江，王晓彤，等，2020. 土地利用方式对会仙岩溶湿地土壤真菌群落和功能类群的影响[J]. 环境科学，41(9): 4294-4304.]

CHRN YQ, YU SQ, LIU SP, et al., 2017,Reforestation makes a minor contribution to soil carbon accumulation in the short term: Evidence from four subtropical plantations[J]. Forest Ecology and Management, 384: 400-405.

COSTELLO EK, SCHMIDT SK, 2006. Microbial diversity in alpine tundra wet meadow soil: novel Chloroflexi from a cold, water-saturated environment[J]. Environmental Microbiology, 8: 1471-1486.

DENG L, LIU GB, SHANGGUAN ZP, 2014. Land-use conversion and changing soil carbon stocks in China's 'Grain-for-Green' program: a synthesis[J]. Global Change Biology, 20: 3544-3556.

DENG L, WANG KB, TANG ZS, et al., 2016, Soil organic carbon dynamics following natural vegetation restoration: Evidence from stable carbon isotopes(δ13C) [J]. Agriculture Ecosystems & Environment, 221: 235-244.

DENG XH, BI K, 2004. Analysis on the karst topographic distribution in guizhou province[J]. Guizhou Geology, (3): 191-193. [邓晓红，毕坤，2004. 贵州省喀斯特地貌分布面积及分布特征分析[J]. 贵州地质(3): 191-193.]

FIERER N, BRADFORD MA, JACKSON RB, 2007, Toward an ecologicalclassification of soil bacteria[J]. Ecology, 88: 1354–1364.

FONTAINE S, BAROT S, BARRE P, et al., 2007. Stability of organic carbon in deep soil layers controlled by fresh carbon supply[J]. Nature, 450: 277- -280.

GRIFFITHSBS,PHILIPPOT L, 2013, Insights into the resistance and resilienceof the soil microbial community[J]. FEMS Microbiology Reviews, 37: 112–129.

GUO C, 2021. Study on soil microbial community structure under different vegetation restoration models in rocky desertification area[D]. Guiyang: Guizhou Normal University. [郭城，2021. 石漠化地区不同植被恢复模式下土壤微生物群落结构研究[D]. 贵阳：贵州师范大学.]

GUPTA RS. 2000, The phylogeny of proteobacteria: relationships to othereubacterial phyla and eukaryotes[J].FEMS Microbiology Reviews, 24: 367–402.

HU N, LAN JC,2020. Impact of vegetation restoration on soil organic carbon stocks and aggregates in a karst

rocky desertification area in Southwest China[J]. Journal of Soils And Sediments, 20: 1264－1275.
HU P, LIU S, YEYY, et al., 2018. Soil carbon and nitrogen accumulation following agricultural abandonment in a subtropical karst region[J]. Applied Soil Ecology, 132:169－178.
JI H, HAN JG,XUE J, et al., 2020. Soil organic carbon pool and chemical composition under different types of land use in wetland: Implication for carbon sequestration in wetlands[J]. Science of the Total Environment, 716: 136996.
JIANG MH, LV MK, IIN WS, et al., 2018. Effects of ecological restoration on soil organic carbon components and stability in red soil erosion area[J]. Acta Ecologica Sinica, 38(13): 4861-4868. [江淼华，吕茂奎，林伟盛，等，2018. 生态恢复对红壤侵蚀地土壤有机碳组成及稳定性的影响[J]. 生态学报，38(13): 4861-4868.
JIANG ZC, LIAN YQ, QIN XQ, 2014. Rocky desertification in Southwest China:Impacts, causes, and restoration[J]. Earth-Science Reviews, 132: 1–12.
JIANG ZC, LUO WQ, TONG LQ, et al., 2016. Evolution features of rocky desertification and influence factors in karst areas of southwest China in the 21st century[J]. Carsologica Sinica, 35(5): 461-468. [蒋忠诚，罗为群，童立强，等，2016. 21 世纪西南岩溶石漠化演变特点及影响因素[J]. 中国岩溶, 35(5):461-468.]
LAN JC, 2021. Changes of soil aggregate stability and erodibility after cropland conversion in degraded karst region[J]. Journal of Soil Science and Plant Nutrition, 21: 3333-3345.
LAN JC, HU N, FU WL, 2020. Soil carbon-nitrogen coupled accumulation following the natural vegetation restoration of abandoned farmlands in a Karst rocky desertification region[J]. Ecological Eengineering, 158: 106033.
LEWIS DE, WHITE JR, WAFULA D, et al.,2010. Soil functional diversity analysis of a bauxite-mined restoration chronosequence [J]. Microbial Ecology, 59(4): 710-723.
LI L, YAO YF, QIN FC, et al., 2014. Change of soil organic carbon in different soil depths in semi-arid area[J]. Bulletin of Soil and Water Conservation, 34(4): 118-122+2. [李龙，姚云峰，秦富仓，等，2014. 半干旱区不同土层深度土壤有机碳变化[J]. 水土保持通报, 34(4): 118-122+2.]
LI Q, SONG A, YANG H, et al., 2021. Impact of rocky desertification control on soil bacterial Community in Karst Graben Basin, southwestern China. Front[J]. Microbiol, 12: 636405.
LI YN, 2023. Microbial mechanisms of tree species diversity promoting soil organic carbon accumulation in subtropical karst forests[D]. Guilin: Guangxi Normal University. [李研妮，2023. 树种多样性促进亚热带喀斯特森林土壤有机碳累积的微生物机制[D]. 桂林：广西师范大学.]
LI ZC, 2006. The effects of land-use change on soil organic carbon[D]. Beijing: Chinese Academy of Forestry. [李正才，2006. 土地利用变化对土壤有机碳的影响[D]. 北京：中国林业科学研究院]
LIU LL, ZHOU GY, DANG P, et al., 2022, Differences of soil fungal community structure under three afforestation modes in rocky desertification region of Western Hunan Province[J]. Acta Ecologica Sinica, 42(10): 4150-4159. [刘立玲, 周光益, 党鹏, 等，2022, 湘西石漠化区 3 种造林模式土壤真菌群落结构差异[J]. 生态学报，42(10): 4150-4159.]
LIU LX, WANG J, YANG XJ, et al., 2018. Forest plant community and soil organic carbon density in Da Xing'an Mountains[J]. Ecology and Environmental Sciences, 27(9): 1610-1616.[刘林馨，王健，杨晓杰，等，2018. 大兴安岭不同森林群落植被多样性对土壤有机碳密度的影响[J]. 生态环境学报, 27(9):1610-1616.]
LIU ML, LI XR, ZHU RQ, et al., 2021. Vegetation richness, species identity and soil nutrients drive the shifts in soil bacterial communities during restoration process[J]. Environmental Microbiology Reports. 13(4): 411-424.

LIU SJ, ZHANG W, WANG KL, SHU YR, et al., 2016. Evaluation of carbon sequestration after conversion of cropland to forest and grassland projection in karst peak-cluster depression area of northwest Guangxi, China[J]. Acta Ecologica Sinica, 36(17): 5528-5536. [刘淑娟，张伟，王克林，等，2016. 桂西北典型喀斯特峰丛洼地退耕还林还草的固碳效益评价[J]. 生态学报, 36(17): 5528-5536.]

LIU WW, YU LF, YAN LB, et al., 2019. Composition of soil fungi communities in different stages of vegetation restoration in Karst rocky desertification area[J]. Ecology and Environmental Sciences,28(4):669-675. [刘雯雯，喻理飞，严令斌，等，2019. 喀斯特石漠化区植被恢复不同阶段土壤真菌群落组成分析[J]. 生态环境学报, 28(4): 669-675.]

LONG QX, LAN JC, JIANG YX, 2022. Effects of soil organic carbon fractions on aggregates under ecological restoration in rocky desertification region[J]. Acta Ecologica Sinica, 42(18):7390-7402. [龙启霞，蓝家程，姜勇祥，2022. 生态恢复对石漠化地区土壤有机碳累积特征及其机制的影响[J]. 生态学报, 42(18): 7390-7402.]

LUO NN, SHENG MY, WANG LJ, et al. 2023. Effects of long-term vegetation restoration on soil active organic carbon fractions content and enzyme activities in karst rocky desertification ecosystem of southwest China[J]. Chinese Journal of Plant Ecology,47：867-881.[罗娜娜, 盛茂银, 王霖娇，等，2023. 长期植被恢复对中国西南喀斯特石漠化土壤活性有机碳组分含量和酶活性的影响[J]. 植物生态学报, 47：867-881.]

MA T, ZHU SS, WANG ZH, et al.,2018. Divergent accumulation of microbial necromassand plant lignin components in grassland soils[J]. Nature Communications. 9：3480.

PAN SL, 2022. Mechanism of soil microorganisms on organic carbon accumulation in karst forest[D]. Kunming: Yunnan University. [潘思炼, 2022. 喀斯特森林土壤微生物对有机碳累积的调控机制[D]. 昆明：云南大学.]

PATTON WJ, SCHIMEL DS, COLEAND CV, et al., 1987. Analysis of factors controlling soil organic mater levels in Great Plains grasslands[J]. Soil Science Society of America Journal, 51: 1173-1179.

QIU JM, CAO JH, LAN GY, et al., 2020. The influence of land use patterns on soil bacterial community structure in the Karst Graben Basin of Yunnan Province, China [J]. Forests, 11(1): 51.

RONG GH, LI WR, ZHU HS,et al., 2020, Dynamics of new- and old- organic carbon and nitrogen in bulk soils and aggregates following afforestation on farmland[J]. Catena, 195: 104838.

SCHWENDENMANN L, PENDALL E. 2006, Effects of forest conversion into grassland on soil aggregate structure and carbon storage in Panama: evidence from soil carbon fractionation and stable isotopes[J]. Plant and Soil, 288(1/2): 217-232.

SUN YT, LUO CL, JIANG LF, et al., 2020. Land-use changes alter soil bacterial composition and diversity in tropical forest soil in China[J]. Science of the Total Environment, 712: 136526.

TRIPATHI BM, EDWARDS DP, MENDES LW, et al., 2016. The impact of tropical forest logging and oil palm agriculture on the soil microbiome[J]. Molecular Ecology, 25: 2244-2257.

WANG KB, ZHANG YW, TANG ZS, et al.,2019. Effects of grassland aforestation on structure and function of soil bacterial and fungal communities[J]. Science of the Total Environment, 676: 396- 406.

XIANG HM, WEN DZ, ZHANG LL, et al., 2015.Altitudinal changes in active and recalcitrant soil carbon pools of forests in the Dinghu Mountains[J]. Acta Ecologica Sinica, 35(18): 6089-6099. [向慧敏，温达志，张玲玲，等，2015. 鼎湖山森林土壤活性碳及惰性碳沿海拔梯度的变化[J]. 生态学报, 35(18): 6089-6099.]

XIAO LM, ZHANG W, HU PL, et al., 2021, The formation of large macroaggregates induces soil organic carbon sequestration in short-term cropland restoration in a typical Karst area[J]. Science of The Total Environment, 801: 149588.

XU LF, MI YT, LIU LZ, et al., 2023. Study on the struture and driving factors of soil fungal community in different grassland types in inner mongolia[J]. Acta Agronomica Sinica, 31(7): 1977-1987. [徐林芳，米媛婷，柳兰洲，等，2023. 内蒙古不同类型草原土壤真菌群落结构及其影响因子的研究[J].草地学报，31(7):1977-1987.]

XU, HJ, WANG XH, et al., 2014. Biochar impacts soil microbial community composition and nitrogen cycling in an acidic soil planted with rape [J].Environmental Science & Technology, 48: 9391-9399.

XUE L, REN HD, LI S, et al., 2017. Soil bacterial community structure and co-occurrence pattern during vegetation restoration in karst rocky desertification area[J]. Frontiers in Microbiology, 8: 2377.

XUE ZJ, QU TT, LIU CH, et al., 2023. Contribution of microbial necromass to soil organic carbon formation during litter decomposition under incubation conditions[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 34(7): 1845-1852.[薛志婧，屈婷婷，刘春晖，等，2023. 培养条件下枯落物分解过程中微生物残体对土壤有机碳形成的贡献[J]. 应用生态学报, 34(7): 1845-1852.]

YAN JF, WANG L, HU Y, et al.,2018. Plant litter composition selects different soil microbial structures and in turn drives different litter decomposition pattern and soil carbon sequestration capability[J]. Geoderma, 319: 194-203.

YAN SS, SONG J, M FAN JS, et al., 2020, Changes insoil organic carbon fractions and microbial community under rice strawreturn in Northeast China[J]. Global Ecology and Conservation, 22: e00962.

YANG LQ, LUO P, WEN L, et al., 2016. Soil organic carbon accumulation during post-agricultural succession in a Karst area, southwest China[J]. Scientific Reports, 6: 37118.

YUAN DX, 2008. Global view on Karst rock desertification and integrating control measures and experiences of China [J]. Pratacultural Science. 25(9): 19–25. [袁道先. 2008,岩溶石漠化问题的全球视野和我国的治理对策与经验[J]. 草业科学, 25(9): 19–25.]

ZHANG HL, SHENG MY, WANG LJ, et al.,2023. Effects of long term vegetation restorations on soil organic carbon fractions in the karst rocky desertification ecosystem, Southwest China[J]. Acta Ecologica Sinica, 2023,43(20): 8476-8492. [张穗粒，盛茂银，王霖娇，等，2023. 西南喀斯特长期植被修复对土壤有机碳组分的影响[J]. 生态学报, 43(20):8476-8492.]

ZHANG LQ, ZHANG ZM, ZHANG LM, et al., 2019. Succession of soil fungal and bacterial communities in a typical chronosequence of abandoned agricultural lands[J]. Acta Ecologica Sinica, 39(8): 2715-2722. [张露琪，张志明，张丽梅，等，2019. 典型农田退耕后土壤真菌与细菌群落的演替[J]. 生态学报, 39(8): 2715-2722.]

ZHANG RH, SONG Z, FU WD, et al., 2021. Effects of vegetation restoration on the structure and function of the rhizosphere soil bacterial community of solanum rostratum[J]. Environmental Science, 42(1):433-442.[张瑞海，宋振，付卫东，等，2021. 植被恢复对刺萼龙葵根际土壤细菌群落结构与功能的影响[J].环境科学, 42(1):433-442.]

ZHAO C, LONG J, LIAO HK, et al., 2019. Dynamics of soil microbial communities following vegetation succession in a karst mountain ecosystem, Southwest China[J]. Scientific Reports, 9: 2160.

ZHAO FZ, REN CJ, ZHANG L, et al., 2018. Changes in soil microbial community are linked to soil carbon fractions after afforestation [J]. European Journal of Soil Science, 69(2): 370-379.

ZHOU J, FONG JJ, 2021. Strong agricultural management effects on soil microbial community in a non-experimental agroecosystem[J]. Applied Soil Ecology, 165: 103970.